

CYCLES DE REPRODUCTION DE VERTÉBRÉS DES FORÊTS ÉQUATORIALES OUEST-AFRICAINE ET SUD-AMÉRICAIN

André BROSSET

Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

SUMMARY

The reproductive cycles of some groups of equatorial forest vertebrates in Northern Gabon and Western South America are compared. Cycles of more than one year were observed in large mammals and birds. Annual cycles seem to be the rule for the small and middle size species. In both continents, the commonest type of annual is the expanded breeding season, with one or two peaks, when most individuals reproduce, and a relatively short, non breeding season. Nevertheless in West African forest, other types of cycles were also commonly observed. Some mammal species, especially cave-bats, have strictly monoestrous season. Some species of birds have also a relatively short, seasonal breeding season. Frugivorous bats and at least one species of bird have two breeding season annually, at 6 month intervals. A good number of Gabonese birds, bats and fishes are known to be continuous breeders. The cycles of the vertebrates in American equatorial forest seem less varied than in Africa. Some hypothesis are proposed to explain these differences.

Il convient d'abandonner l'idée préconçue que la reproduction des êtres vivants peuplant les forêts équatoriales serait libérée du rythme des saisons. Les études récentes de la phénologie des plantes et de la reproduction des animaux montrent que dans une majorité des cas, celles-ci obéissent à une rythmicité gouvernée par des facteurs saisonniers. Dans des cas plus rares, ces rythmes ne sont ni saisonniers ni synchronisés chez les individus d'une même population, comme ils le sont en région tempérée. Mais quel que soit leur type, tous les rythmes de reproduction des animaux ont une chose en commun, c'est leur résultat, à savoir: la naissance des jeunes à la période la plus productive en nourriture, ou la plus «confortable» pour leur équilibre métabolique. C'est là le facteur «lointain», la cause ultime, qui orienta uniformément l'évolution des rythmes, quelle que soit la localisation des faunes concernées.

Nos connaissances sur la rythmicité de la reproduction des vertébrés en région équatoriale restent incomplètes en raison de la complexité de ces rythmes, jointe à la relative rareté des observations de longue durée d'animaux marqués. Les mécanismes déclencheurs sont encore plus mal connus. Alors qu'en région tempérée, l'action de la photopériode, stimulus essentiel, a fait l'objet de travaux expérimentaux concluants, notre connaissance des rythmes et de leur déterminisme en forêt équatoriale repose seulement sur des observations de terrain dont les conclusions, à caractère généralement déductif, sont largement hypothétiques.

La présente note est une brève synthèse, et une comparaison de ce qui est connu des rythmes de reproduction des vertébrés de l'est du Gabon et des forêts néotropicales, Guyane et pays limitrophes. Les deux régions se situent à la même latitude et leur écosystème de base est la forêt équatoriale humide. De nombreux groupes de vertébrés y ont été récemment étudiés. Les exemples choisis porteront surtout sur les

Chiroptères et les oiseaux, groupes qui firent l'objet de recherches personnelles.

DIFFÉRENTS TYPES DE RYTHMES DE REPRODUCTION

En région équatoriale, ces types paraissent pouvoir être classifiés comme suit :

- Reproduction non annuelle. Mises bas ou pontes à intervalles bi-annuels, ou plus longs.
- Une reproduction annuelle contractée dans le temps et à date fixe.
- Deux saisons de reproduction dans l'année, à dates fixes.
- Une longue période de reproduction, couvrant la plus grande partie de l'année avec possibilité d'un ou deux «pics» de reproduction maximale.
- Une reproduction continue arythmique.
- Un rythme régulier de reproduction indépendant des facteurs saisonniers d'environnement et ne s'inscrivant pas dans le cycle annuel.

Cette classification n'a évidemment qu'une valeur relative, mais on peut y faire entrer la majorité des cas parmi les mieux étudiés.

Mises bas ou pontes à intervalles semi-annuels ou plus longs

Ce type de rythme est connu chez les Mammifères africains de grande taille, Eléphants, Girafes, Rhinocéros, chez lesquels la durée de la gravidité dépasse un an et les naissances sont de ce fait espacées de plusieurs années (GRASSÉ, 1955). Parmi les espèces forestières, les femelles d'Anthropoïdes mettent bas tous les deux ou trois ans. Bien que la rythmicité de la reproduction des autres grandes espèces forestières africaines et américaines reste quasi inconnue, un rythme annuel est très improbable chez ces espèces. Un exemple de reproduction semi-annuelle est donné chez les Oiseaux par les deux grands aigles de forêt, la Harpie *Harpia harpyja* en Guyane, et l'Aigle couronné *Staphanoaetus coronatus* en Afrique tropicale. Ces oiseaux ne se reproduisent que tous les deux ans (RETTIG, 1978; BROWN, 1968, et obs. pers. au Gabon).

Une reproduction annuelle, à date fixe

En forêt équatoriale, les vertébrés de taille moyenne ou petite paraissent tous se reproduire au moins une fois l'an. Il n'a pas, semble-t-il, été signalé d'exception chez les Mammifères. Concernant les oiseaux, la situation est embrouillée par l'existence dans les populations de nombreux adultes «inemployés», ou aidant les reproducteurs à élever leurs jeunes ou construire les nids sans se reproduire eux-mêmes et ce pendant plusieurs années de suite (voir pour l'Afrique la synthèse de GRIMES, 1976, pour l'Amérique celle de WOOLFENDEN, 1976, et BROSET, 1978). Mais il s'agit là de cas de reproduction différée, non d'absence ou de rupture de cycle. Cependant, j'ai pu décrire un cas de rupture de cycle, où une espèce présentant un cycle annuel régulier pendant au moins huit ans, a cessé de se reproduire pendant deux années consécutives (BROSET, 1981). Le phénomène est peut-être fréquent, mais reste difficile à mettre en évidence et à interpréter. Nous pensons qu'il s'agit d'une stratégie anti-prédatrice.

Parmi les vertébrés qui, en forêt équatoriale, se reproduisent une fois par an, à date fixe, c'est-à-dire conformément au cycle des vertébrés des régions tempérées et froides, quatre cas précis sont connus chez les Chiroptères du bloc forestier congolais. Les femelles des espèces troglodiphiles *Miniopterus inflatus*, *Hipposideros commersoni* et *caffer* sont monoœstriennes et mettent bas simultanément une fois par an en octobre. Leur étude étalée sur vingt ans a porté sur les immenses colonies des grottes de l'est du Gabon, où les contrôles sont faciles. Il s'agit donc de faits bien établis. Un autre *Hipposideros* à localisation rivulaire, *H. beatus*, met bas également une fois par an en octobre (BROSET et SAINT-GIRONS, 1980; BROSET, 1982;

ANCIAX DE FAUVAUX, 1978). Une reproduction annuelle, à date fixe, a été signalée chez les Noctilionidés sud-américains (ANDERSON et WIMSATT, 1963). Les espèces monoestriennes saisonnières resteraient toutefois l'exception en Amérique du Sud.

Chez les oiseaux de forêt équatoriale, ce rythme existe aussi. Mais il est plus difficile à mettre en évidence parce que la période de reproduction est plus étalée. En effet, dans un milieu où la prédation sur les nids peut atteindre 80 % (BROSSET, 1974; FOGDEN, 1972), une même femelle fera souvent plusieurs pontes de remplacement avant d'avoir réussi à élever un jeune. Les évidences d'un rythme annuel saisonnier sont souvent indirectes : présence de nids, de jeunes à une période fixe et relativement courte, absence le reste de l'année. Tantôt ce type de rythme touche une espèce dans un groupe dont les autres représentants ont des rythmes différents. Ainsi, *Andropadus latirostris* au Gabon, étudié pendant plus de dix ans (260 nids trouvés avec des œufs ou pontes) est le seul Bulbul ayant une reproduction saisonnière contractée, avec toutefois quelques exceptions (BROSSET, 1981 et inédit). Dans d'autres cas, ce peut être une famille entière dont la reproduction est saisonnière contractée. Les notes réunies pendant vingt ans sur les manifestations de la reproduction chez 11 espèces de Coucous du Bassin de l'Ivindo (Gabon) montrent que ces espèces ne chantent régulièrement qu'entre octobre et mars, des pontes et des jeunes n'ayant été trouvés qu'entre décembre et février. Les nids de Pittacidés avec des jeunes (3 espèces, 8 nids) n'ont été observés qu'en février dans la même région (BROSSET, inédit). Ce type de saisonnalité axé sur une période brève ne semble guère avoir été observé chez les oiseaux d'Amérique du Sud (SKUTCH, 1950; SNOW et SNOW, 1964).

Deux saisons de reproduction annuelle, à date fixe

L'existence d'un rythme bi-annuel, avec deux mises bas à date fixe chaque année (décembre-janvier et juin-juillet) a été mise en évidence chez plusieurs Mégachiroptères africains (BRADBURY, 1977; BROSSET, 1966). En captivité, la femelle de *Myonycteris torquata* met bas deux fois l'an, en janvier et juillet. L'espèce asiatique *Cynopterus sphynx* a une périodicité de la reproduction analogue.

Chez les oiseaux de zone équatoriale africaine, une reproduction bisannuelle a été décrite chez la glaréole *Glareola nuchalis* (BROSSET, 1979). Dans une population suivie pendant treize ans, les paires pondent entre décembre et mars, et juin et septembre, avec une interruption entre les deux périodes. On ne sait si ce type de rythme existe chez les espèces arboricoles, le suivi d'individus marqués n'ayant pu être réalisé dans le milieu forestier proprement dit.

Nous n'avons pas connaissance d'exemples de rythmes bi-annuels en forêt équatoriale américaine.

Une saison de reproduction couvrant la plus grande partie de l'année avec, en général, un ou deux «pics» de reproduction maximale

Chez les oiseaux, ce type de cycle est le plus répandu dans les forêts équatoriales africaines (MOREAU, 1950), américaines (SKUTCH, 1950) et asiatiques (FOGDEN, 1972). La période de production de jeunes couvre six mois de l'année ou plus. Mais il peut exister à l'intérieur de cette longue période un à deux pics de reproduction correspondant en général aux saisons où la productivité primaire est maximale. Chez les Mammifères de forêt gabonaise, ce rythme a été mis en évidence chez les Artiodactyles (DUBOST, 1978; FEER, 1982), les Primates (GAUTIER-HION, 1968; CHARLES-DOMINIQUE, 1977), les Rongeurs (DUBOST, 1968). En forêt guyanaise, il a été décrit chez des rongeurs (GUILLLOTIN, 1982; FLEMING, 1975) et chez de nombreux Chiroptères sud-américains, en particulier les Phyllostomatidés frugivores (FLEMING *et al.*, 1972; AUGUST et BAKER, 1982).

Au Gabon, la plupart des oiseaux arboricoles se reproduisent de novembre à mai. Ibis, Touracos, Bultuls, Gobe-mouches, Fauvettes, Soui-mangas, Tisserins nichent pendant cette période, avec toutefois un pic marqué pendant la petite saison sèche (décembre-mars), au cours de laquelle il a été constaté que 166 espèces nichent sur les 170 dont les nids furent trouvés. Mais, pour beaucoup d'entre elles, d'autres nids furent trouvés également entre octobre et décembre, ou entre mars et juin (BROSSET-ÉRARD, inédit). En Amérique du Sud, ce

type de rythme — longue période de reproduction avec possibilité d'un ou deux pics annuels —, a été mis en évidence chez de nombreuses familles d'oiseaux : Pipridés, Cotingidés, Trochilidés, Guacharos, etc. (SKUTCH, 1950; SNOW, 1964).

Reproduction continue

A côté des espèces dont la reproduction s'étale sur une longue période de l'année mais reste discontinue, parce qu'une période de repos sexuel sépare deux phases de reproduction, il existe des espèces moins nombreuses dont la reproduction est continue, sans périodicité saisonnière. Chez les Mammifères, on rencontre dans une population un nombre assez constant de femelles gravides ou allaitantes, et chez les Oiseaux, des nids et des jeunes d'âges divers, ceci quelle que soit la période de l'année. Le Vampire sud-américain *Desmodus rotundus* présente un œstrus port partum et se reproduit continuellement (WIMSATT, 1952; TRAFIDO, 1952). En Afrique, la reproduction continue a été mise en évidence chez divers Chiroptères: *Nycteris* et *Myotis* (MATTHEWS, 1942; BROSET, 1976).

Les SNOW (1964) citent pour Trinidad quelques espèces qui se reproduisent plus ou moins tout au long de l'année. Chez les oiseaux de l'est du Gabon, la reproduction continue a été observée chez des espèces de familles variées, Gallinacés avec *Francolinus lathamii*, Colombidés avec *Treron australis*, Sylvidés avec *Prinia bairdii*, Nectaridés avec *Nectarinia olivacea*. De nombreux nids de ces espèces ont été trouvés en toutes périodes, y compris en grande saison sèche (BROSET et ÉRARD, inédit). Cependant, ces espèces à reproduction continue restent minoritaires dans l'avifaune locale. On notera également qu'une reproduction continue caractérise des poissons Cyprinodontes, liés aux marigots forestiers du Bassin de l'IVINDO (BROSET, 1982).

Rythmicité non saisonnière

MURPHY (1936) a montré que certains oiseaux océaniques des zones tropicales se reproduisent suivant un cycle de neuf mois. Existe-t-il, chez les espèces de forêt équatoriale, des cycles ainsi libérés du rythme des saisons et s'inscrivant dans une périodicité non annuelle? La reproduction de deux espèces forestières de Sarawak a été décrite comme s'inscrivant également dans un cycle de neuf mois (FOGDEN, 1972). Mais ce type de rythme ne paraît pas avoir été observé ailleurs.

FACTEURS DÉCLENCHEURS DE LA REPRODUCTION

Le peu qu'on sait sur ces facteurs indique qu'ils sont plus variés en région équatoriale qu'en région tempérée, où la photopériode joue le rôle essentiel. Le stimulus déclencheur pourrait être chez certaines espèces lié aux facteurs de maturation somatique, eux-mêmes génétiquement programmés en fonction de l'âge. Ainsi, en captivité, certains Columbides tropicaux comme *Nesopelta galapagoensis* d'Amérique ou *Streptopelia semitorquata* d'Afrique équatoriale, se reproduisent à l'âge de quatre mois, quelle que soit la date de leur naissance et se reproduisent ensuite quasi-continuellement (BROSET, 1971 et inédit).

Cependant, ces cas constituent des exceptions et la majorité des Mammifères et des Oiseaux ont des cycles de reproduction qui semblent déclenchés par des facteurs d'environnement. On ignore dans la grande majorité des cas la nature exacte de ce stimulus initiateur: on constate seulement qu'à l'autre bout du processus, les jeunes naissent et s'émancipent en période de disponibilité trophique maximale. Le cycle est le plus souvent corrélé avec une saison de pluies, mais il peut l'être aussi avec une grande saison sèche (cas des oiseaux piscivores au Gabon), et plus encore avec une petite saison sèche qui cumule les avantages d'une forte productivité primaire avec des conditions climatiques favorables à la thermorégulation des jeunes.

Nous avons quelque idée, dans de rares cas, sur la nature des stimulations sensorielles qui déclenchent la reproduction de vertébrés tropicaux africains. Celles-ci peuvent être d'ordre visuel; ce serait la vue des rochers

émergeant du cours des fleuves, l'étiage se situant à des dates variables, qui induirait la ponte de la Glaréole *Glareola nuchalis* (BROSSET, 1979). L'observation du Racophoridé arboricole *Chiromantis rufescens* montre qu'il suffit d'une petite flaque temporaire pour déclencher la ponte de cette grenouille sur une feuille, parfois à 10 m de haut, à la verticale de la flaque. Ce type de stimulus constitué par la perception d'un élément significatif de l'entourage, existe sans doute dans toutes les forêts tropicales. Mais il reste difficile à percevoir et interpréter.

Des cas de stimulation sociale déclenchant la reproduction d'un ou plusieurs individus, ont été décrits en Amérique tropicale. Chez les *Anis* (genre *Crotophaga*) vivant en groupes structurés, la reproduction peut être déclenchée par des modifications dans la composition du groupe (DAVIS, 1940). En Afrique, les stimulations sociales paraissent jouer un rôle dans la reproduction des Colioux (genre *Coliús*) (DECoux, 1978).

Enfin un autre type de stimulations, dont la nature exacte reste inconnue, entraînerait une permutation des cycles chez des espèces dont l'aire de répartition est à cheval sur l'équateur. Les populations de plusieurs Chiroptères troglodytes de l'ouest et du centre de l'Afrique se reproduisent suivant un cycle boréal (mise bas en mars) au nord de 4° N., et suivant un cycle austral (mise bas en octobre) au sud (BROSSET, 1968; ANCIAUX DE FAVEAUX, 1978). Aucune permutation de ce type ne paraît avoir été signalée en Amérique.

WARD (1969) a proposé une explication au déterminisme des cycles sexuels qui a l'ambition de s'appliquer aux espèces tropicales dans leur ensemble. C'est l'accumulation des réserves protéiniques, en période où les proies sont nombreuses, qui constituerait le facteur déclencheur de la reproduction. L'oiseau entre en reproduction quand son taux de protéine est suffisamment haut. WARD apporte à sa thèse des arguments solides et nous avons vérifié nous-même au Gabon que la prise de poids chez les femelles d'oiseaux en état prépositif, est considérable. Néanmoins, comme nous venons de le voir, certains cas échappent à cette explication qui se heurte par ailleurs à la difficulté de démêler les effets et les causes; une liaison séquentielle de deux phénomènes peut ne représenter que des phases successives d'un même processus, lui-même initié par un facteur non discerné de l'environnement.

CONCLUSION

Ce qui paraît pouvoir être déduit de la comparaison de ces données fragmentaires, c'est que l'évolution des rythmes biologiques des vertébrés de forêt équatoriale aurait suivi une voie quelque peu différente en Afrique et en Amérique.

En Amérique du Sud, la règle générale, c'est une saison de reproduction diffuse, étalée sur six mois ou plus dans l'année. Les cycles seraient plus variés en forêt africaine. La raison pourrait en être recherchée dans le fait que de nombreuses familles néotropicales ont évolué dans un continent fermé et relativement peu touché par les vicissitudes climatiques (DORST, 1976), tandis que l'Afrique tropicale restait ouverte au peuplement par des formes d'Eurasie, diversifiées dans un bloc continental plus vaste où les mouvements nord-sud des faunes dus aux glaciations en particulier, ont été plus amples. La plus grande variété des rythmes biologiques en forêt africaine s'expliquerait par le fait que les animaux qui la peuplent auraient évolué sous la pression de contraintes écologiques plus changeantes et diversifiées.

BIBLIOGRAPHIE

- ANCIAUX DE FAVEAUX (M.), 1978. — Les cycles annuels de reproduction chez les Chiroptères cavernicoles du Shaba (S.E. Zaïre) et du Ruanda. *Mammalia*, 42, 4: 453-490.

- ANOERSON (J. W.) et WIMSATT (W. A.), 1963. — Placentation and fetal membranes of the Central American noctilionid bat, *Neotilio labialis minor*. *Ann. J. Anat.*, 112: 181-201.
- BRADBURY (J.), 1977. — Lek mating behavior in the Hammer-headed bat, *Hypsignatus monstrosus*. *Z. für Tierpsychol.*, 45: 225-255.
- BROSSET (A.), 1966. — Les Chiroptères du Haut Ivindo (Gabon). *Biol. Gab.*, 1: 47-86.
- 1968. — La permutation du cycle sexuel saisonnier chez le Chiroptère *Hipposideros caffer* au voisinage de l'Equateur. *Biol. Gab.*, 4: 325-344.
- 1971. — L'imprinting chez les Columbides — Etude des modifications comportementales au cours du vieillissement. *Z. für Tierpsychol.*, 29: 279-300.
- 1974. — La nidification des oiseaux en forêt gabonaise: architecture des nids et prédation. *Terre et Vie*, 28: 579-610.
- 1976. — Social organization in the African bat *Myotis bocageti*. *Z. für Tierpsychol.*, 42: 50-56.
- 1978. — Social organization and nest building in the forest weaver birds of genus *Malimbus* (Ploceinae). *Ibis*, 120: 27-37.
- 1979. — Le cycle de reproduction de la Glarçole *Glareola nuchalis*: ses déterminants écologiques et comportementaux. *Terre et Vie*, 33: 95-108.
- 1981. — La périodicité de la reproduction chez un Bulbul de forêt équatoriale africaine *Andropadus latirostris*. Ses incidences démographiques. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*: 35: 109-129.
- 1982a. — Structure sociale du Chiroptère *Hipposideros beatus*. *Mammalia*, 46: 3-9.
- 1982b. — Le peuplement de Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo, Gabon. *Rev. d'Ecologie (Terre et Vie)*, 36: 233-292.
- BROSSET (A.) et SAINT-GIRONS (H.), 1980. — Cycles de reproduction des microchiroptères troglodiles du nord-est du Gabon. *Mammalia*, 44: 225-232.
- BROWN (L.) et AMADON (D.), 1968. — Eagles, Hawks and Falcons of the world — Country life books, Hamlyn Pub. Group United, Feltham, Middlesex, England.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), 1977. — Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates. Duckworth & Co., London & Columbia, New York, 277 p.
- DAVIS (D. A.), 1940. — Social Nesting Habits of the Smooth Billed Ani. *Auk*, 57: 179-195; 205-211, 211-218.
- DECOUX (J. P.), 1978. — Les régulations écologiques de la reproduction chez le Colioui (*Colinus striatus nigricollis*). *L'Oiseau et R.F.O.*, 48: 1-20.
- DORST (J.), 1976. — Historical factors influencing the richness and Diversity of South American avifauna — Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra: 17-35.
- DUBOST (G.), 1968. — Aperçu sur le rythme annuel de reproduction des Muridés du Nord-Est du Gabon. *Biol. Gabon.*, 4: 227-239.
- 1978. — Un aperçu sur l'écologie du Chevrotain aquatique *Hyemoschus aquaticus*, Ogilby. *Mammalia*, 42: 1-62.
- FEER (F.), 1982. — Maturité sexuelle et cycle annuel de reproduction de *Neotragus batesi* de Winton 1903 (Bovidé forestier africain). *Mammalia*, 42: 65-74.
- FLEMING (T. H.), HOOPER (E. T.) et WILSON (DON E.), 1972. — Three central american bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, 53: 555-569.
- FLEMING (T. H.), 1975. — The role of small mammals in tropical ecosystems. In *Small Mammals, their productivity and population dynamics*, F. B. GOLLEY, K. PTRUSEWITZ et L. RYSKOWSKY (eds.), pp. 229-298. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- FOGDEN (M. P. L.), 1972. — The seasonality and population dynamics of equatorial birds in Sarawak. *Ibis*, 114: 307-343.
- GAULTIER-HION (A.), 1968. — Etude du cycle annuel de reproduction du Talapoïn. *Biol. Gabon.*, 4: 163-173.
- GRASSE (P. P.), 1955. — Traité de Zoologie — Mammifères, T. XVII - I. Masson & Cie, Paris.
- GUILLOTIN (M.), 1982. — Place de *Proechimys cuvieri* (Rodentia, Echimyidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia*, 16: 299-318.
- GRIMES (L. G.), 1976. — Co-operative Breeding in African Birds — Proceedings of the 16th Ornithological Congress, Canberra, 667-673.
- MATTHEWS (L. H.), 1942. — Notes on the genitalia and reproduction of some african bats. *Proc. Zool. Soc. London*, 111 B: 289-346.
- MOREAU (R. E.), 1950. — The breeding season of african birds. I. Land birds. *Ibis*, 92: 223-267.

- MURPHY (R. C.), 1936. — Oceanic birds of South America, 2, vol. XX, 1245 p. Macmillan, New York.
- RETTIG (N. L.), 1978. — Breeding behavior of the Harpy Eagle *Harpia harpyta*. *Auk*, 95: 629-643.
- SKUTCH (A. F.), 1950. — The nesting season of central american birds in relation to climate and food supply. *Ibis*, 92: 185-222.
- SNOW (D. W.) et SNOW (B. K.), 1964. — Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land — Birds. *Zoologica*, 49: 1-39.
- WARD (P.), 1969. — Seasonal and diurnal changes in the fat content of an equatorial bird. *Physiol. Zool.*, 42: 85-95.
- WINSATT (W. A.) et TRAPIDO (H.), 1952. — Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical American Vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*. *Am. J. Anat.*, 91: 415-446.
- WOOLFENDEN (G. E.), 1976. — Co-operative breeding in American birds. Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra: 674-684.